

Hommes, savanes, forêts

Modélisation de systèmes dynamiques liant l'homme à son environnement

THÈSE

présentée et soutenue publiquement le 10 décembre 2003

pour l'obtention du

Doctorat de l'Université Paris XI Orsay
(Spécialité Physique)

par

Charly Favier

Composition du jury

Rapporteurs : Edith Perrier
Sovan Lek

Examineurs : Charles Doumenge
Guy Laval
Philippe Sabatier

Directeur de thèse : Marc A. Dubois

*A mon arrière-grand-mère,
Simone Pierru*

Remerciements

Qui lit les remerciements ? Regardons les choses en face : à peu près personne. Du coup, j'ai été tenté des les rendre les plus brefs possible. Cela aurait donné quelque chose de ce genre :

Je voudrais témoigner mon amitié à toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien pendant la durée de ce travail. Je n'ai pas besoin d'en dresser la liste, je sais qu'elles se reconnaîtront. Les autres aussi, d'ailleurs.

Et finalement, je me suis dit qu'au moins une personne lira ces lignes, et même plusieurs fois : moi. Dans vingt ans, lorsque je tomberai par hasard sur ma thèse en cherchant où j'ai bien pu ranger ce $\#\$&!*\$$ de truc que je ne trouve jamais, je serai sans doute heureux de la feuilleter à nouveau. Je n'y lirai certainement pas les résultats scientifiques ni les références bibliographiques. Je m'arrêterai aux remerciements, et je les lirai comme on regarde ces vieilles photos qui font remonter en un instant tout un flot de souvenirs. C'est donc pour moi (moi dans le futur) que j'ai décidé d'en faire une tartine.

Il est naturel (et institutionnel) pour un doctorant de remercier son directeur de thèse pour les connaissances scientifiques qu'il a transmises. Ma reconnaissance envers Marc Dubois dépasse largement ce cadre-là. Bien sûr, il n'a pas toujours été facile à suivre – au sens propre (il a fait sa spécialité de la disparition au coin d'une rue ou d'un étal dans un marché africain) comme au figuré (lorsque les discussion scientifiques ressemblaient à des énigmes qu'il me fallait des semaines pour résoudre). Mais c'est grâce à cela que j'ai découvert tellement de choses pendant ces trois ans : parce qu'il n'a cessé de me placer dans des situations où je pouvais apprendre. Pour ca, merci.

Je tiens à remercier Edith Perrier et Sovan Lek d'avoir accepté de rapporter ce travail, malgré les conditions difficiles. Leurs conseils ont permis d'améliorer sensiblement la clarté du mémoire. Je remercie également Charles Doumenge, Guy Laval et Philippe Sabatier d'avoir participé au jury de thèse.

J'ai passé une bonne partie de ces trois années de thèse dans mon laboratoire d'accueil, le Service de Physique de l'Etat Condensé du Commissariat de l'Energie Atomique. Le campus d'Orsay et le plateau de Saclay sont certes des endroits riants (particulièrement sous les brouillards de novembre) mais mes compagnons de café ont été malgré cela déterminants pour tenir le coup. Noble oblige, je tiens d'abord à saluer les chefs de service successifs, Jacques

Hamman et Eric Vincent. Parmi les autres, je remercie notamment Eric Bertin, Nino Boccara, Carolina Brito, Jean-Pierre Carton, Hugues Chaté, Omar El Hallal, Houman Falakshahi, Guillaume Grégoire, Julien Kockelkoren, Julien Lamarq, Francisco Sastre, Nic Shannon, Caroline Sultanem, Matthieu Wyart de s'être relayés pour écouter mes chroniques télévisuelles matinales et mes billets d'humeurs de la mi-journée. Je salue également Michel Roger, de qui j'ai partagé le bureau, Roger Bidaux, dont j'espère qu'il pourra bientôt revenir en salle info, ainsi que Jean-Philippe Bouchaud et Robert Comte (vénéré chef du groupe Théorie). J'adresse un grand merci à Anne Capdepon. Elle a toujours été disponible et sans elle ces trois ans n'auraient été qu'une longue suite de galères informatiques. J'ai une pensée spéciale pour Sylvie Jubéra et Stéphane Delaporte du service informatique du DRECAM qui ont sauvé ma thèse lorsque mon ordinateur a rendu l'âme pendant la rédaction du manuscrit. Last but not least, je tiens à remercier les secrétaires du service Raymonde Marciano et Sandrine Thunin qui ont eu maintes occasions de me prouver leur capacité à résoudre mes problèmes administratifs.

J'ai également eu la chance de faire quelques voyages pour des missions, des conférences ou des ateliers et de faire à ces occasions des rencontres importantes. D'abord, je dois parler de Christian de Namur et d'Annie Vincens qui, avec Marc Dubois et Joseph Youta Happi, ont guidé mes premiers pas en Afrique subsaharienne et ont tenté de m'apprendre les bases de l'écologie tropicale. Ce sont un peu mes parents de la forêt. Je me souviendrai toujours qu'Annie m'a appris à siffler dans un Poaceae et que Christian m'a enseigné à sentir la tranche des arbres. Je me rappellerai aussi cette ballade botanique dans les calanques de Piana. J'ai hâte de retourner en forêt avec vous parce que c'est un émerveillement de tous les instants : au lieu d'un amas indistinct de vert et de marron, vous faites apparaître une multitude de choses fantastiques que l'on peut rester des heures à regarder. J'ai également eu l'occasion de rencontrer d'autres personnes avec qui discuter quelques minutes vous ouvre des horizons insoupçonnés, en particulier Michel et Simone Servant, le surnommé Nino Boccara ou Philippe Sabatier. Je voudrais également remercier pour leur patience les personnes avec qui j'ai eu la chance de travailler et particulièrement Delphine Schmit et Chrisine Müller-Graf.

Enfin, il faut bien que j'avoue que je n'ai pas passé ces trois ans seulement à travailler : je me suis autorisé quelques moments de détente. Une thèse, c'est plus qu'un travail scientifique : c'est avant tout trois ans de vie. Des personnes que je ne connaissais pas en 2000 ont aujourd'hui une place dans ma vie (beaucoup grâce à Nathalie) : Ludivine et Nicolas Terrien, Patricia de Namur, David Chambriard (qui me guide doucement vers les joies du sport), François Jouvencon (qui peut rendre n'importe quelle installation de Nuit Blanche formidable), Sylvine Asselin, Pedro Pereira, Maryline de Saint Denis et Mathieu. Au hasard des voyages j'ai croisé beaucoup de gens dont certains, j'espère, resteront des amis : Joseph Youta Happi (mon compagnon de chambre à Bertoua), Christophe Cassignat (qui faisait avec nous la balade botanique à Piana), Pascal Martin (avec qui j'ai bu le meilleur rouge qui tape sur un plage), Contant Adou Yao et Alfred Ngomanda (mes colocataires d'une semaine, qui m'ont fait apprécier les popstars africaines), Adama Bakayoko et Laurent Brémond (ca-

marades d'une école cargésienne), Benoît Durand (j'attends avec impatience le prochain repas de gala à Cargese), Laurent Veysseyre (guide touristique incomparable de Pointe Noire, vraiment), Placide Kaya, Ghislain Mountou (layonneur congolais qui doit toujours m'apprendre à jouer aux quatre papiers), Maixent et Abel (qui gardaient la maison de week-end à Pointe Noire : j'aimais beaucoup discuter avec eux à l'aube). D'autres m'ont accompagné pendant cette période : les MANCHBA Philippe Chico, Marie Audren, Amaury Demeestere, Christophe Renaut et les autres G6 Nicolas Sutter, Benoît Boni, Nicolas Cornet, etc., Matthieu Geoffray, Guido Finnah, les (ex-)nordistes Mélanie Bruxelles, Virginie Roussel, Coralie Paccou, Julie Denis, Nicolas Lebègue, Sebastien Delsert. A travers eux, je veux saluer toutes les personnes avec qui j'ai pu partager un verre, même si on s'est ensuite perdus de vue. Mes amis de quelques secondes au moins, nous avons refait le monde (etc. ¹) et je vous en remercie, parce qu'un peu de vous meuble mon silence.

En soutenant cette thèse, je boucle (je l'espère, du moins) ce cycle de 22 ans qu'on appelle les études. C'est l'occasion d'exprimer ma reconnaissance pour les personnes grâce à qui cette période a duré si longtemps.

Je remercie mes professeurs de physique Mme Selventi, au lycée Pascal Paoli de Corte, M. Galliot, au lycée Mariette de Boulogne-sur-Mer et M. Macke à l'Université de Lille I. Leur manière particulière d'enseigner la façon dont les choses fonctionnent m'a donné le goût de la physique. J'espère que cette thèse est digne de ce qu'ils m'ont appris.

Je dois également dire un mot de ceux qui ont rendu tout cela possible : mes parents (bien sûr), mes grands-parents, mes arrière-grands-parents, mon parrain et ma marraine. Aujourd'hui je sais tout ce que je leur dois et je les en remercie. J'embrasse aussi mon fratelluciu Julien et ma surella Caroline. Je leur souhaite de trouver comme moi leur voie et de la suivre.

Enfin, aucun mot ne suffirait pour dire tout ce que je dois à Nathalie Joly. Avec toi, tout est possible.

¹Je ne saurais trop conseiller à ceux qui lisent les remerciements de perdre quelques secondes supplémentaires en cherchant sur Internet le poème Si tu me payes un verre de Bernard Dimey.

En ce temps comme on était heureux, les familles prospéraient, le conteur donnait la clé des songes, les femmes faisaient fructifier les plantations, les chasseurs ramenaient beaucoup de gibier, Moey le Maître de la Vie rayonnait généreusement, dispensant chaleur et lumière aux peuples de la savane, à celui des forêts et à celui des eaux.

La tête de l'homme n'était pas emplie de vaines questions auxquelles seul un fou oserait tenter de répondre.

— Claude Musala (Contes des savanes et des forêts).

Table des matières

Liste des figures	xv
Liste des tableaux	xix
Avant propos	1

I En guise d'introduction

1 Un aperçu de la modélisation en écologie	5
1.1 Qu'est-ce qu'un modèle?	6
1.1.1 Quelques définitions	6
1.1.2 A quoi sert un modèle?	7
1.1.3 Qu'est-ce qu'un bon (beau) modèle?	9
1.1.4 Construction et utilisation d'un modèle	10
1.2 Différentes formes de modèles	11
1.2.1 Catégories de modèles. Modèles conceptuels, expé- rimentaux ou mathématiques	12
1.2.2 Modèles empiriques et modèles théoriques	12
1.2.3 Modèles déterministes et modèles stochastiques	14
1.2.4 Niveau de description. Des individus à la population.	16
1.2.5 Dimension du modèle. Modèles statiques, temporels ou spatio-temporels.	16

1.2.6	Méthodes de résolution. Modèles analytiques et numériques	19
1.2.7	Comment choisir un modèle?	19
1.3	L'approche dans la thèse	20

II Modèle de la transgression forêt-savane

2	Problématique. Etat des connaissances	27
2.1	Un modèle, pour quoi faire?	27
2.2	Problématique	27
2.2.1	Les questions en suspens	27
2.3	Paysages tropicaux : description et évolution.	29
2.3.1	Savanes et forêts tropicales	29
2.3.2	Influence des facteurs anthropiques	36
2.3.3	Bilan dynamique : évolution des limites forêt-savane dans le passé récent	38
2.4	Le processus de conquête	40
2.4.1	Espèces pionnières de forêt en savane	40
2.4.2	Du bosquet à la forêt	41
2.4.3	Dynamique à la lisière forêt-savane	42
2.5	Le processus de feu	42
2.5.1	La propagation du feu dans la savane	42
2.5.2	L'effet sur les arbres	44
2.6	Conclusion	45
3	Propagation du feu	47
3.1	Description du feu de végétation	47
3.2	Modèles	49
3.2.1	Modèles déterministes	50
3.2.2	Modèles stochastiques	51
3.3	Un nouveau modèle de propagation	52

3.3.1	Description du modèle	52
3.3.2	Analyse du modèle dans le cas d'une végétation homogène	55
3.4	Conclusion	61
4	Dispersion des graines	65
4.0.1	Modèles généraux de dispersion des espèces	66
4.1	Modèles de dispersion anémochore	68
4.1.1	Graines et pollens anémochores	68
4.1.2	Mouvements de l'atmosphère	70
4.1.3	Modèles simple de dispersion de graines	73
4.1.4	Courbes de dispersion	74
4.2	Conclusion. Dispersion proche et lointaine dans le cas général	75
5	Modèle de la dynamique du contact forêt-savane	77
5.1	Cadre du modèle	77
5.1.1	Type de données disponibles	77
5.1.2	Hypothèses	78
5.2	Description du modèle	80
5.2.1	Succession	80
5.2.2	Feu	82
5.2.3	Paramètres du modèle	82
5.3	Comportement émergent du modèle FORSAT	83
5.3.1	Comportement qualitatif	83
5.3.2	Variables de description.	83
5.3.3	Transition de phases	85
5.4	Transition entre climax forestier et climax de savane	86
5.4.1	Etude du comportement émergent du modèle	86
5.4.2	Modèle de la transition en l'absence de feu	87
5.4.3	Modèle de la transition en présence de feu	90
5.4.4	Dynamique de la transition de phase	98
5.4.5	Scénarios d'évolution	103
5.5	Influence de la dispersion proche des graines	104
5.5.1	Représentation de la dispersion proche	104
5.5.2	Influence de la dispersion proche	105
5.6	Conclusion	107

6	Interprétation des résultats. Application.	109
6.1	Modes d'expansion de la forêt tropicale humide	109
6.1.1	Evolution du paysage	109
6.1.2	Explications des différences	114
6.2	Un exemple détaillé : le Congo	115
6.2.1	Description de l'éco-région	115
6.2.2	Collecte de données	118
6.2.3	Analyse des données	118
6.2.4	Mise en évidence de la coexistence de deux modes de progression	121
6.2.5	Mécanismes de progression de la forêt dans le Kouilou	127
6.3	Vers des applications prédictives	132

III Dynamique d'une épidémie urbaine de dengue

7	Description épidémiologique et clinique de la dengue	143
7.1	La dengue, maladie émergente	143
7.2	Caractéristiques de la dengue	144
7.3	Modèle de la gravité de la maladie	146
7.3.1	Description du modèle	146
7.3.2	Épidémies successives à Cuba	147
8	Modèle de la propagation d'une épidémie de dengue	151
8.1	Approche classique de la modélisation en épidémiologie . . .	151
8.1.1	Modèles SIR	151
8.1.2	Extension des modèles SIR	153
8.1.3	Les modèles existants de la dynamique d'une épidé- mie de dengue	154
8.2	Modèle 0-D de la propagation d'une épidémie de dengue . .	155
8.2.1	Vecteurs	155
8.2.2	Hôtes	160

8.2.3	Résultats	160
8.2.4	Conclusion	163
8.3	Diffusion d'une épidémie dans un réseau de contacts	164
8.3.1	Incorporation de l'hétérogénéité dans les modèles compartimentaux	165
8.3.2	Réseaux statiques de contacts classiques	167
8.3.3	Propagation de la dengue dans le réseau	168

Bibliographie

Références 179

Bibliographie thématique sur la dynamique du contact forêt– savane 191

1	Evolution des limites forêt savane lors de l'holocène	191
1.1	Afrique	191
1.2	Amérique	192
2	Etude de la dynamique forêt savane dans le passé récent	193
2.1	Généralités	193
2.2	Afrique	193
2.3	Amérique	195
2.4	Asie	196
3	Feux	196
3.1	Feux dans la zone de transition	196
3.2	Expériences écologiques forêt savane	197

Bibliographie concernant la dispersion des graines par le vent 199

Liste des publications 201

Annexes

A	Modèles stochastiques lagrangiens de flots turbulents	205
A.1	Principaux résultats de la turbulence lagrangienne	205
A.2	Modèles stochastiques lagrangiens	207
B	Fichier de données du programme FORSAT	209
C	Evaluation de la densité locale	213
C.1	Définition	213
C.2	Estimation non-paramétrique de la densité d'une variable aléatoire par la méthode du noyau	213
C.3	Analyse des inventaires floristiques	214
C.3.1	Dans le plan	214
C.3.2	Le long d'un transect	215
D	Détermination d'agrégats par la méthode d'Hoshen et Ko- pelman	217
D.1	Algorithme d'Hoshen et Kopelman	217
D.2	Détermination des agrégats d'arbres	219
E	Transitions de phase : équilibre et dynamique	221
E.1	Qu'est-ce qu'une transition de phase ?	221
E.2	Phases à l'équilibre	222
E.3	Dynamique d'une transition de phase	224
E.3.1	Evolution de l'interface	224
E.3.2	Nucléation	225
E.3.3	Transformation globale d'une phase	227
F	Layons savane–forêt au Congo	229
G	Liste des taxons – Congo	235

Liste des figures

1.1	Etapas de construction et d'utilisation d'un modèle	11
2.1	Positions extrêmes de l'Equateur Météorologique	31
2.2	Coupe transversale de l'atmosphère au niveau de l'Equateur Météorologique	31
2.3	Exemples de diagrammes ombrothermiques	32
2.4	Relation entre climat et végétation sous les tropiques	34
2.5	Répartition des grands types de végétation tropicale.	35
2.6	Structure transversale d'une lisière forêt-savane	43
3.1	Règle de transition du modèle de propagation de feu	56
3.2	Chemin critique du modèle de propagation de feu	57
3.3	Temps caractéristique de propagation dans la percolation de liens	59
3.4	Vitesse de progression d'un front linéaire dans le modèle de feu	60
3.5	Vitesse de progression dans le cas limite $p = 0$	60
3.6	Percolation de liens dans un gradient	62
4.1	Variables spatiales pour les modèles de dispersion	67
4.2	Equilibre des forces sur une graine	69
4.3	Profil de la vitesse moyenne du vent sous canopée et au-dessus.	72
4.4	Courbes de dispersion modélisées	75
5.1	Classes de végétation prises en compte par le modèle FORSAT.	79
5.2	Cycle du modèle FORSAT	80
5.3	Composantes proche et lointaine du processus de conquête	81
5.4	Comportement émergent qualitatif du modèle FORSAT	84
5.5	Phase savane et phase forêt	86
5.6	Représentation graphique du champ moyen du modèle FORSAT sans feu	90
5.7	Evolution des caractéristiques du paysage à la transition sans feu	91
5.8	Scénarios d'évolution temporelle de la couverture forestière à la transition sans feu	91
5.9	Evolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition sans feu	92
5.10	Evolution du nombre d'agrégats au cours du temps pour deux séquences de feu de même valeur moyenne	93

5.11	Mise en évidence de la tension de surface en présence de feu. . .	93
5.12	Evolution des caractéristiques du paysage à la transition avec retour annuel du feu	94
5.13	Scénarios d'évolution temporelle de la couverture forestière à la transition avec retour annuel du feu	95
5.14	Evolution du nombre d'agrégats à l'équilibre à la transition avec retour annuel du feu	95
5.15	Diagramme 3-D de la transition forêt-savane de type van der Waals	96
5.16	Diagramme de la transition forêt-savane dans le plan (p, ω) . . .	97
5.17	Diagramme de la transition forêt-savane dans les plans (ϕ, ω) et (ϕ, p)	97
5.18	Distribution d'équilibre des tailles d'agrégats de cellules de forêts	99
5.19	Dynamique d'afforestation de la savane	101
5.20	Evolution des tailles de bosquets au cours du temps lors de l'afforestation d'une savane	102
5.21	Modèle de l'évolution de la couverture forestière au cours du temps	103
5.22	Différentes formes de courbes de dispersion proche	105
5.23	Exemple d'expérience de formation de bosquets	106
5.24	Evolution du temps caractéristique d'afforestation selon la courbe de dispersion proche	106
6.1	Etats d'équilibre atteints pour deux fréquences de feux différentes et différentes valeurs du facteur environnemental.	111
6.2	Différentes dynamiques possibles de l'interface forêt-savane . . .	113
6.3	Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais	117
6.4	Modèle de croissance diamétral des okoumés	121
6.5	Description du layon YOLI	122
6.6	Description du layon YOSI	123
6.7	Evaluation de la vitesse de progression de la lisière dans les layons étudiés	125
6.8	Courbe rayon d'interaction / taille caractéristique de l'agrégat . .	125
6.9	Agrégats et zones de forte densité dans la zone YOSI	126
6.10	Schéma de succession forêt savane par la forêt à okoumés	131
6.11	Application du modèle FORSAT à la zone de Kandara	133
7.1	Schéma de transmission de la maladie d'une homme à une autre via un moustique	145
7.2	Détermination du stade de gravité de la dengue	147
8.1	Schéma récapitulatif du modèle de base de la dengue	156
8.2	Relation modèles individu-centré / modèle agrégé	159
8.3	Caractéristiques d'un pic épidémique	161
8.4	Comparaison modèles DENGUE et modèle SEIR	162
8.5	Lien entre les caractéristiques des pics épidémiques du modèle homogène	164
8.6	Représentation de réseaux de contact	166

8.7	Evolution des caractéristiques de l'épidémie en fonction du nombre de vecteurs par hôtes	170
8.8	Courbes épidémiologiques pour différentes valeurs du taux de contact entre maisons	171
8.9	Evolution des caractéristiques de l'épidémie en fonction du taux de mélange de la population	172
8.10	Simulation de l'épidémie de dengue sur l'Ile de Paques en 2002 .	173
A.1	Distribution de probabilité des incréments de vitesses dans un écoulement turbulent	206
C.1	Exemple d'utilisation de la densité locale pour représenter un layon	216
E.1	Forme de l'énergie libre en fonction du paramètre d'ordre pour les transitions continues et discontinues	223
F.1	Localisation des sites d'étude sur le littoral congolais	230
F.2	Description du layon YOLI2	231
F.3	Description du layon KOLA1	232
F.4	Description du layon KOLA2	233

Liste des tableaux

1.1	Exemples de systèmes, de variables d'état et de paramètres . . .	8
1.2	Exemples de modèles de croissance d'un arbre et d'une forêt . . .	9
1.3	Catégories de modèles dynamiques	18
2.1	Surfaces des différents écosystème tropicaux	33
2.2	Expériences de mises en défens de savanes	37
2.3	Marqueurs de climat et végétation passés	39
2.4	Quelques exemples d'arbres pionniers de la forêt	41
3.1	Dimensions fractales des surfaces brûlées	49
3.2	Modèles de propagation de feux de type percolation	53
3.3	Relation entre le modèle FPPB et le modèle de propagation de feu	61
4.1	Principaux modes de dispersion de matériel végétal	65
4.2	Différentes formes de courbes de dispersion	68
4.3	Paramètres de la graine utilisées pour les simulations	75
5.1	Paramètres du modèle FORSAT pour sa validation qualitative .	85
5.2	Paramètres du modèle FORSAT pour l'analyse de la transition de phases	87
5.3	Tension de surface et potentiel chimique de la phase forêt près de la transition	100
6.1	Espèces caractéristiques des formations du littoral congolais . . .	116
6.2	Paramètres des deux modèles extrêmes de croissance des okoumés	120
6.3	Sous-groupes fonctionnels de pionniers	128
7.1	Quelques résultats d'études épidémiologiques	146
7.2	Distribution des différentes formes de dengue à Cuba	148
7.3	Paramètres de simulation pour le cas de Cuba	148
8.1	Taux de reproduction de base R_0 pour différents type de modèles épidémiologiques	154
8.2	Caractéristiques des modèles dynamiques de dengue existants .	156
8.3	Paramètres du modèle DENGUE	157
8.4	Facteurs influant sur le déclenchement d'une épidémie	162
8.5	Analyse de sensibilité des caractéristiques de l'épidémie	163

F.1 Résumé des caractéristiques des cinq layons étudiés au Congo . . 229

Avant propos

Il n'est pas commun de voir une thèse de physique prendre comme objet l'étude d'écosystèmes et cela nécessite sinon justification, au moins explication, et à deux égards : l'écologie, et plus généralement les sciences de la vie, comme champ d'action de la physique et la pertinence d'en faire un travail de thèse. Concernant le premier point, Erwin Schrödinger, dans la préface de *Qu'est-ce que la vie ?*, a donné, en 1944, une meilleure réponse que je ne pourrai le faire :

« Un homme de science est censé posséder, et cela de première main des connaissances complètes et approfondies sur quelques sujets, aussi attend-on habituellement de lui qu'il n'écrive rien sur un sujet qu'il ne domine pas comme un maître. Pareille réserve est considérée comme une question de noblesse oblige. Pour le but présent je désire renoncer à la noblesse, s'il en est, et être affranchi de l'obligation qui en découle. Mon excuse est la suivante :

« Nous avons hérité de nos ancêtres une invincible prédilection pour des connaissances unifiées et universelles. Le nom même donné aux institutions les plus éminentes du savoir nous rappelle que, dès l'antiquité et au travers de nombreux siècles, l'aspect universel a été le seul auquel on ait accordé un plein crédit. Mais, au cours des cent dernières années, l'extension à la fois en largeur et en profondeur des branches multiples du savoir humain nous a mis en face d'un étrange dilemme. Nous sentons nettement que ce n'est que depuis peu que nous commençons à acquérir des données sûres pour fondre en un seul bloc la somme totale de tout ce qui connu ; mais d'un autre côté, il est devenu quasi impossible de maîtriser plus qu'une petite partie spécialisée de ce tout.

« Sous peine de voir notre vrai but se perdre à jamais, je ne vois pas d'autre échappatoire à ce dilemme que d'admettre que quelques-uns d'entre nous se hasardent à un essai de synthèse des données expérimentales et des théories, fût-ce avec des connaissances incomplètes et de seconde main pour certaines d'entre elles - et au risque de se rendre ridicules. ²»

²« A scientist is supposed to have a complete and thorough knowledge, at first hand, of some subjects and, therefore, is usually expected not to write on any topic of which he is not a master. This is regarded as a matter of noblesse oblige. For the present purpose I beg to renounce the noblesse if any, and to be freed of the ensuing obligation. My excuse is as follows :

La physique, qui se donne pour objet l'élucidation des lois de la nature, doit s'appliquer aussi bien à la matière inerte, qui a constitué au cours des siècles – par commodité – l'essentiel de son champ d'action, mais également la matière vivante. Déjà, la physique a investi la biologie et des physiciens, armés de la mécanique quantique, ont contribué par exemple à la création et aux succès de la biologie moléculaire. Aujourd'hui, forte de la physique statistique et de l'analyse des systèmes dynamiques complexes, il est naturel qu'elle investisse l'écologie, qui pose des problèmes interactions complexes entre les acteurs et cela à des échelles très diverses, depuis l'échelle moléculaire jusqu'à l'échelle des écosystèmes.

Seulement, « l'excuse » de Schrödinger fait état d'un homme de science qui tente de faire un synthèse de faits et théories de différentes disciplines en n'ayant, pour certaines d'entre elles, une connaissance qu'approximative. Il donne l'image d'un spécialiste d'une discipline qui cherche en quoi cette discipline peut aider à répondre aux questions d'autres spécialités. S'agissant de ce travail, les choses sont sensiblement différentes : je n'avais pas de connaissances complètes et approfondies en physique puisque l'application de la physique à des problèmes écologiques était justement le sujet de ma thèse, c'est-à-dire le moyen de ma formation à la physique. Mais finalement, qu'attend-on d'une thèse ? La charte des thèses parle de la « réalisation d'un travail à la fois original et formateur » ayant un « caractère novateur [et actuel] dans le contexte scientifique ». Concernant le caractère formateur, je peux décrire la méthode que j'ai suivie et qui ne transparait pas toujours dans cet ouvrage qui est une synthèse a posteriori de mon travail : lorsque un problème se posait, j'ai cherché et appris à manier les outils développés par la physique qui permettaient de l'éclairer. Il en a été ainsi des méthodes de la physique statistique, pour répondre aux exigences de description de modèle de contact forêt-savane, des récents travaux sur la turbulence pour décrire le transport des graines par le vent.

Cette expérience, mêlant apprentissage théorique et tentative immédiate d'application à un problème résolument nouveau, m'a permis de découvrir un large panel d'outils de la physique, parmi les plus nouveaux. Concernant maintenant la pertinence scientifique, j'ai le sentiment que ce travail est effectivement novateur et actuel, aussi bien par le sujet – qui correspond à une demande sociale et scientifique – que par les outils utilisés.

« We have inherited from our forefathers the keen longing for unified, all-embracing knowledge. The very name given to the highest institutions of learning reminds us, that from antiquity and throughout many centuries the universal aspect has been the only one to be given full credit. But the spread, both in width and depth, of the multifarious branches of knowledge during the last hundred years has confronted us with a queer dilemma. We feel clearly that we are only now beginning to acquire reliable material for welding together the sum total of all that is known into a whole; but, on the other hand, it has become next to impossible for a single mind fully to command more than a small specialized portion of it.

« I can see no other escape from this dilemma (lest our true aim be lost for ever) than that some of us should venture to embark on a synthesis of facts and theories, albeit with second-hand and incomplete knowledge of some of them and at the risk of making fools of ourselves. » Traduction Léon Keffler.

Première partie
En guise d'introduction

Chapitre 1

Un aperçu de la modélisation en écologie

To begin, we must emphasize a statement which I am sure you have heard before, but which must be repeated again and again. It is that the sciences do not try to explain, they hardly even try to interpret, they mainly make models. By a model is meant a mathematical construct which, with the addition of certain verbal interpretations, describes observed phenomena. The justification of such a mathematical construct is solely and precisely that it is expected to work – that is, correctly to describe phenomena from a reasonably wide area. Furthermore, it must satisfy certain aesthetic criteria – that is, in relation to how much it describes, it must be rather simple.³

— John von Neumann (Methods in the physical sciences).

Qu'on le regrette ou qu'on le promeuve, la généralisation de la modélisation en écologie est un fait. Malgré cela, les modèles sont toujours objets de fantasme. Certains les considèrent comme une sorte de panacée, le but ultime de la recherche qui expliquera tout. D'autres s'en défient et les voient comme des usines à gaz à peine capable de fournir des résultats que l'on connaît déjà. Au mieux, il n'apporteraient rien. Au pire, ils détourneraient le chercheur d'un travail efficace. Entre les deux extrêmes, chaque chercheur impliqué dans l'écologie a une opinion plutôt confiante ou plutôt méfiante, mais plus souvent passionnelle que raisonnable. L'ambition de ce paragraphe est grande : expliquer à un chercheur, géographe méfiant ou écologue confiant, qui ne connaissent (presque)

³Pour commencer, nous devons souligner une affirmation que, j'en suis sûr, vous avez déjà entendue mais qu'il faut répéter encore et encore. Les sciences n'essaient pas d'expliquer, à peine essaient-elles d'interpréter, elles construisent surtout des modèles. Par modèle il faut entendre une construction mathématique qui, par l'addition de quelques interprétations verbales, décrit les phénomènes observés. La justification d'une telle construction mathématique réside uniquement et précisément en ce qu'elle est censée marcher – c'est-à-dire décrire correctement les phénomènes sur un plan raisonnablement large. De plus, il doit satisfaire à certains critères esthétiques – c'est-à-dire que, par rapport à la description qu'il fournit, il doit être assez simple.

rien à la modélisation ce que peut ou doit être un modèle pour l'écologie, les capacités et les limites de l'approche modélisatrice des problèmes écologiques.

1.1 Qu'est-ce qu'un modèle ?

1.1.1 Quelques définitions

Modèle. Le Dictionnaire Universel Francophone Hachette donne du mot modèle les définitions suivantes :

modèle n. m. et adj.

1. Ce qui sert d'exemple, ce qui doit être imité. *Modèle d'écriture.* – *Prendre modèle sur qqn, qqch.* – *Un modèle de vertu.* || adj. Qui a les qualités idéales. *Un élève modèle.* **2.** Personne qui pose pour un peintre, un sculpteur. **3.** Objet reproduit industriellement à de nombreux exemplaires. *Un modèle déjà ancien.* || Représentation d'un ouvrage, d'un objet que l'on se propose d'exécuter. – *Modèle réduit* : reproduction à petite échelle. **4.** Didac. Schéma théorique visant à rendre compte d'un processus, des relations existant entre divers éléments d'un système. || MATH *Modèle mathématique* : ensemble d'équations et de relations servant à représenter et à étudier un système complexe.

Des différentes acceptions, il y a un point commun : le modèle est relié à un autre objet et l'un et l'autre présentent ou doivent présenter des similitudes. Les trois premiers sens (les plus anciens et les plus courants) font du modèle l'original qu'il s'agit de copier ou de représenter.

La dernière définition, celle qui concerne les modèles dont on doit parler, inverse les rôles : c'est le modèle qui est une représentation de son objet. Cette dernière définition introduit deux termes qu'il s'agit de bien comprendre : processus et système. Un système, d'après le même dictionnaire, c'est un ensemble d'éléments en relation les uns avec les autres et formant un tout, c'est-à-dire qui est homogène, vu de l'extérieur. Un système peut être fermé (isolé de l'extérieur) ou ouvert (et échanger de la matière, de l'énergie, de l'information avec l'extérieur). Un processus, c'est simplement un mécanisme d'un système, où l'accent est mis sur son caractère causal et progressif. Le caractère complexe d'un système est plus délicat à définir. Pour Boccara [1], un système est complexe sous trois conditions :

1. s'il est composé d'un grand nombre d'éléments en interaction les uns avec les autres : ces éléments sont appelés agents (on peut parler également de système multi-agents) ;
2. s'il a un comportement émergent, c'est-à-dire que le comportement collectif des agents est difficile à prévoir à partir de la seule connaissance du comportement individuel des agents. Cette condition implique l'existence de deux échelles. A l'échelle des agents (échelle microscopique), ceux-ci interagissent. A l'échelle du système (échelle macroscopique), ils ont un comportement émergent (comportement collectif non trivial).

3. le comportement émergent ne résulte pas d'un contrôle central : il n'est pas imposé par un forçage extérieur.

De façon plus spécifique, Jacques Bonitzer [3] propose comme définition du modèle :

Un modèle est un processus qui représente un autre processus (son objet), de telle sorte que des correspondances précises puissent être établies entre des moments homologues de l'un et de l'autre.

Trois points sont à retenir :

1. Le modèle est lui-même un processus. L'avantage de ce processus, c'est qu'on l'a construit soi-même, on le connaît donc parfaitement et on peut l'étudier facilement.
2. Le modèle est une représentation appauvrie de l'objet, puisqu'elle concerne seulement certaines de ses caractéristiques (moments).
3. Le choix de ces moments revient au concepteur du modèle. Le choix de ces caractéristiques à représenter est déterminant et doit être fait avec le maximum d'attention. Plus leur nombre est élevé, plus le modèle sera compliqué à construire, paramétrer et utiliser.

Variables d'état. Une variable d'état est une grandeur qui décrit l'état dans lequel est le système. Si l'on s'intéresse à la dynamique d'une population, ça peut être l'effectif de cette population ou la proportion d'individus présentant un certain phénotype. Si l'on s'intéresse à une forêt, ce peut être la lumière disponible au sol, la densité du couvert herbacé... Une variable d'état peut aussi bien être une variable cachée (non observable pour diverses raisons). Dans le cadre épidémiologique, ce peut être par exemple le taux d'infections asymptomatiques.

Loi et paramètres. Toute la démarche de modélisation consiste à choisir les variables d'état que doit pouvoir décrire le modèle et à déterminer les lois qui lient ces variables d'états entre elles. L'écriture de ces lois introduit alors à coup sûr de nouvelles grandeurs : les paramètres. Prenons l'exemple le plus simple : deux variables sont proportionnelles. Cette proportionnalité, c'est la loi du modèle, qui introduit un paramètre : le coefficient de proportionnalité. Paramétrer le modèle consiste à attribuer aux paramètres une certaine valeur (mesurée ou déduite) correspondant à un système particulier.

Deux systèmes sont de même nature s'ils sont gérés par les mêmes lois. Seulement, le changement des valeurs des paramètres entre ces deux systèmes peut mener à des valeurs ou des comportements très différents des variables d'état. (Ce n'est donc pas parce que les variables d'état prennent des valeurs différentes dans deux systèmes qu'ils ne sont pas de même nature.)

1.1.2 A quoi sert un modèle ?

C'est peu de dire que l'intérêt de la modélisation mathématique reste souvent obscur à beaucoup de chercheurs de terrain. Un a priori est largement

Système	Variables d'état	Paramètres
Populations	Effectif	Taux de croissance de la population
Ecosystèmes	Type de végétation	Température, humidité
Epidémies	Nombre de malades	Transmissibilité, durée de la phase contagieuse

TAB. 1.1 – Quelques systèmes classiques, avec des exemples de variable d'état et de paramètres typiques.

partagé : le modélisateur penserait notamment que les modèles qu'il bâtirait assis sur sa chaise, le plus loin possible du terrain, expliqueraient tout et remplaceraient à terme l'expérimentation ou la collecte de données. C'est en partie de la faute des modélisateurs qui n'ont pas su expliquer avec modestie à quoi peut servir un modèle mais aussi – peut-être surtout – ce qu'un modèle ne fait pas.

Représenter le réel. La première fonction du modèle est de représenter la réalité, de dessiner ce schéma dont parle la définition du dictionnaire. Cette fonction apparaît dès la phase de construction du modèle.

On a tendance à juger la dimension descriptive du modèle négligeable ou accessoire – sans doute parce qu'elle ne met pas en jeu des connaissances pointues concernant les techniques de modélisation.

Cette déconsidération est injuste. Quelles variables utiliser pour décrire l'état du système ? Quelles lois lient ces variables entre elles ? Quels sont les paramètres à introduire ? Ces questions sont primordiales. Le modélisateur doit recueillir les informations des spécialistes (ou thématiciens) – soit directement, soit par leurs publications. Il doit, si possible en interaction avec eux, synthétiser les connaissances disponibles sur le sujet, connaissances d'origines souvent diverses : réunir les informations, les trier et en retenir l'essentiel.

Comprendre le réel. Une fois mises ensemble les différentes briques du modèle, (et une fois le modèle validé) le comportement émergent du modèle permet, par équivalence, de comprendre ce qu'il y a derrière ce que l'on observe du système réel. Suivant Jorgensen [13], cette fonction explicative permet quatre types d'études :

1. la surveillance du système ;
2. l'étude des propriétés du système pour comprendre les effets des variations des paramètres sur le comportement émergent et interpréter l'état du système ;
3. la mise en évidence des carences des connaissances actuelles (un paramètre jouant un grand rôle peut par exemple être mal connu) ;
4. le test d'hypothèses pour vérifier si elles conduisent à un comportement réaliste du système.

Type de modèles	Arbre	Forêt
Modèles descriptifs	Modèles architecturaux de Hallé, Oldeman et Tomlinson [10]	Cycle sylvigénétique, regroupement en types fonctionnels
Modèles explicatifs	L-systems de Lindenmayer [19], AMAPmod [7]	Modèles arbre par arbre (e.g. TROLL [4])
Modèles prédictifs	Relations allométriques (e.g. diamètre–volume) pour la foresterie	Modèles de rendement de placeaux forestiers Réponse à un changement climatique

TAB. 1.2 – Exemples de modèles descriptifs, explicatifs et prédictifs de croissance individuelle d'un arbre et de la dynamique d'une parcelle de forêt.

Prédire le réel. Enfin un modèle peut permettre d'anticiper le comportement à venir du système réel. Il s'agit de répondre à la question : connaissant l'état du système aujourd'hui et si les paramètres sont tels et tels, que se passera-t-il ? Cette dimension prédictive est la finalité du modèle lorsqu'il est conçu comme un outil d'aide à la décision.

A quoi un modèle ne sert pas. On prête souvent aux modèles deux facultés qu'ils n'ont pas. D'abord, un modèle ne dispense pas d'expériences ou d'études de terrains. Il peut bien sûr en remplacer certaines, mais en appelle d'autres soit pour le paramétrer soit parce qu'il met l'accent sur une nouvelle propriété du système réel qu'il convient de mesurer. Il est simplement un outil supplémentaire, un angle d'attaque additionnel pour appréhender un problème.

Ensuite, un modèle ne démontre pas d'hypothèses, il les invalide. Si les comportements émergents du système réel et du modèle sont différents, c'est que l'une des hypothèses du modèle est en défaut. Par contre, s'ils sont identiques on peut seulement dire que les hypothèses sont compatibles et non qu'elles sont vraies. Les hypothèses doivent donc être choisies avec attention, en relation la plus étroite possible avec les spécialistes de la question.

1.1.3 Qu'est-ce qu'un bon (beau) modèle ?

Levins [17] relevait qu'un modèle devait répondre aux « exigences contradictoires de généralité, réalisme et précision »⁴. Ces trois aspects contradictoires sont des exigences mais également des pièges, des tentations qui risquent de rendre le modèle inutilisable, parce qu'aller trop loin dans un sens revient à négliger les autres. Modéliser, c'est trouver un compromis entre ces tentations du complet (le réalisme), du soluble (le précis) et du simple (le général).

La tentation du complet. La première tentation du modélisateur est de vouloir reproduire dans son modèle l'infinie complexité de son sujet, de chercher à en rendre compte dans les plus petits détails accessibles, d'en faire une œuvre hyperréaliste. Il s'ensuit une multiplication des variables d'état, des lois

⁴« contradictory desiderata of generality, realism and precision ».

et des paramètres. Il est alors de plus en plus difficile de mesurer l'ensemble des paramètres sur le terrain et ainsi paramétrer le modèle, de déterminer l'influence respective des différents paramètres. Bref, plus un modèle est complet (et juste, au sens où il ressemble de plus en plus au système réel), plus il est difficile à manier.

La tentation du soluble. La deuxième tentation consiste à chercher à rendre le modèle soluble analytiquement, pour qu'il puisse être résolu exactement et précisément et qu'il débouche sur une expression simple des variables d'état. Malheureusement, les systèmes solubles sont limités et il faut généralement simplifier à l'excès pour tomber sur l'un d'entre eux. Ces simplifications ne relèvent pas de la modélisation elle-même et ne sont justifiées que par des contraintes pratiques étrangères au système considéré. Elles risquent alors d'éloigner le modèle du système réel et le modèle risque d'être effectivement soluble, sans que sa solution corresponde au système réel.

La tentation du simple. La dernière tentation est l'inverse de la première : c'est de chercher à réduire le système réel à un système connu, de faire tomber le système dans une sorte de classe universelle, étudiée par ailleurs. Le risque est le même que précédemment : que les simplifications opérées lors de la modélisation ne soient justifiées que par le modèle lui-même et non par le système réel.

S'adapter au problème. En fait, on ne peut pas donner de réponse générale à la question qui sert d'en-tête à ce paragraphe : qu'est-ce qu'un bon modèle ? Un modèle n'est pas bon par essence et le choix d'un cadre de modélisation et de la forme du modèle doit toujours être fait en fonction du problème considéré et de ce qu'en attend le modélisateur. Un bon modèle doit finalement réunir trois caractéristiques. Il doit être :

1. adapté au problème. Il faut contraindre le modèle aux caractéristiques du problème et non contraindre le problème pour le faire entrer dans un cadre défini a priori.
2. simple. Le modèle doit être une synthèse du problème et doit donc être aussi simple que possible (et, pour paraphraser A. Einstein, pas plus) : il doit éliminer l'accessoire mais garder l'essentiel. Ainsi le modèle peut être compris sans connaissance technique. Et il est maniable.
3. pratique. Peu importe sa forme ou le formalisme qu'il adopte, si le modèle donne les résultats qu'on attend de lui, c'est à dire s'il est un bon outil de compréhension du système.

1.1.4 Construction et utilisation d'un modèle

Avant son application (sa résolution), la construction d'un modèle se fait en trois étapes (figure 1.1). La première est la collecte d'informations pour avoir une connaissance aussi bonne que possible de système réel, l'objet à modéliser. Ensuite vient l'étape centrale, la modélisation proprement dite. Il s'agit alors de synthétiser les connaissances acquises, d'en faire le tri et d'en tirer un modèle

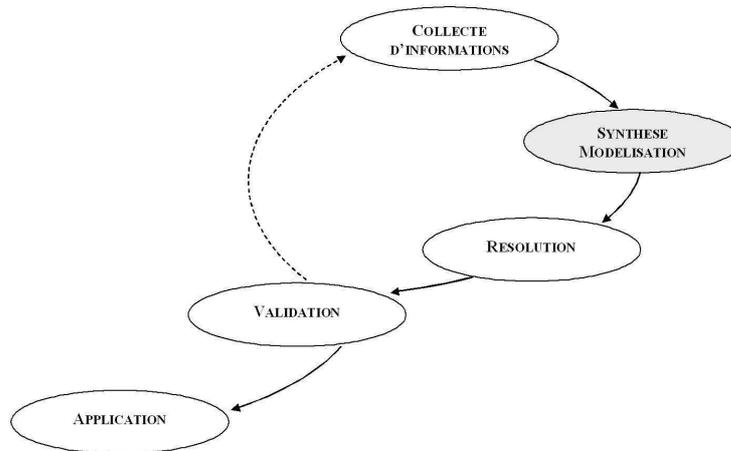


FIG. 1.1 – Etapes de construction et d'utilisation d'un modèle. L'étape centrale est l'étape de modélisation, c'est-à-dire de synthèse des informations collectées sur un sujet en un objet maniable, le modèle.

qui rend compte de façon satisfaisante des caractéristiques de l'objet modélisé tout en étant suffisamment concis. Il faut ensuite écrire le modèle en termes mathématiques, c'est-à-dire sous une forme maniable en choisissant une méthode de résolution, afin d'étudier son comportement. Enfin, pour que le modèle soit validé il faut que le modèle et le système réel aient des comportements proches. La définition de « comportement proche » dépend de la précision avec laquelle le modèle doit représenter le système réel. Si le modèle n'est pas validé, il faut recommencer le travail de modélisation, par exemple en intégrant de nouvelles lois et de nouveaux paramètres. Une fois le modèle validé, il peut être appliqué : soit à des fins explicatives, en décrivant le système réel d'après ce que l'on sait du modèle ; soit à des fins prédictives, en le paramétrant sur une situation réelle.

1.2 Différentes formes de modèles

Des modèles de systèmes écologiques ou épidémiologiques, il en existe des milliers. Le *Register of Ecological Models* (REM) en dénombre déjà 649 et la revue *Ecological Modelling* a publié plus de 1700 articles en 25 ans. Derrière les détails de chaque approche, de grandes lignes se dessinent : est-ce que le modèle est déterministe ou stochastique, prend-il en compte l'espace ou non, etc. ? Les techniques de résolution et de validation sont généralement bien décrits dans les ouvrages de référence [5, 6, 21]. Ce paragraphe revient plutôt sur les grands choix à faire lors de la construction d'un modèle et sur les raisons d'un tel choix. Les encadrés illustrent ce propos en montrant différentes approches du même problème, la compétition entre une population de proies et une autre de prédateurs (problème classique s'il en est en modélisation des comportements des êtres vivants).

Enc. I.1 Exemples de modèles conceptuel, expérimental et mathématique du système proies-prédateurs.

Volterra [26] a décrit le modèle conceptuel de la compétition entre deux espèces, l'une la proie et l'autre le prédateur. Ce sont « deux espèces associées dont l'une pouvant trouver de la nourriture en quantité suffisante dans son environnement, se multiplierait indéfiniment si elle était laissée à elle-même, alors que l'autre disparaîtrait par manque de nourriture si elle était laissée seule ; mais la seconde se nourrit de la première, et ainsi les deux espèces peuvent coexister »^a. Les prédateurs régulent les proies, elles-mêmes régulant les prédateurs.

Huffaker [12] a, lui, construit un modèle expérimental des relations proies prédateurs. Le système était composé d'une matrice d'oranges régulièrement placées sur lesquelles pouvaient se développer deux espèces de mites, dont seule l'espèce proie peut se déplacer d'un site à l'autre.

Les modèles mathématiques sont tous plus ou moins basés sur le même principe [15]. Lorsque les populations sont isolées l'une de l'autre, elles ont chacune un taux d'accroissement de base propre r_{H0} et r_{P0} : la différence entre le taux de natalité (n_H , n_P) et le taux de mortalité (m_H , m_P). Lorsqu'on les met ensemble, les proies ont un taux de mortalité additionnel, du à la prédation, correspondant à une diminution du taux d'accroissement, r_{H-} . A l'inverse, la consommation de proies confère aux prédateurs un taux de natalité additionnel, correspondant à une augmentation du taux d'accroissement r_{P+} . Sur cette base, de nombreuses variations sont possibles.

^a« two associated species, of which one, finding sufficient food in its environment would multiply indefinitely when left to itself, while the other would perish for lack of nourishment if left alone ; but the second feeds upon the first, and so the two species can coexist together ».

1.2.1 Catégories de modèles. Modèles conceptuels, expérimentaux ou mathématiques

Lorsqu'on parle de modèle, on entend généralement modèle mathématique : l'écriture sous forme d'équations des lois reliant les variables d'état aux paramètres. C'est d'ailleurs de ceux-là que cette thèse va traiter, mais cela n'empêche pas de dire un mot sur deux autres grands types de modèles.

Les modèles conceptuels sont les plus courants. Il s'agit simplement de l'explication d'un phénomène, de façon qualitative, par synthèse des connaissances. Enoncer ce que l'on comprend ou suppose du fonctionnement d'un (éco)système, c'est déjà modéliser : faire le tri entre différentes informations, décider quels sont les processus prépondérants qui interviennent et négliger les autres, reconstruire par la pensée ce qui peut se passer.

Les modèles expérimentaux, eux, consistent à faire un lien entre le système réel et un système matériel que l'on crée et que l'on sait contrôler. Ce sont par exemple les modèles animaux en épidémiologie ou la station ECOTRON de Montpellier, qui reproduira des écosystèmes sous conditions contrôlées.

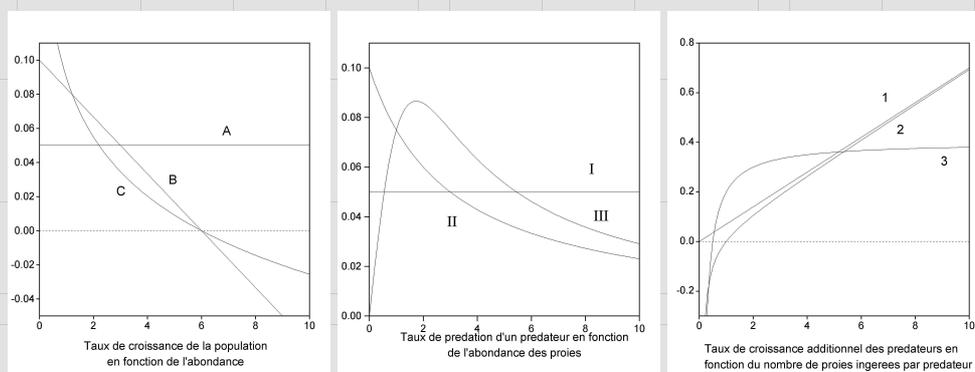
1.2.2 Modèles empiriques et modèles théoriques

Restreignons-nous donc aux modèles mathématiques. Une fois identifiées les variables que l'on veut suivre et les paramètres influant sur ces variables, il faut expliciter mathématiquement les lois représentant cette influence. Deux voies sont alors possibles.

Enc. I.2 Différents types de modèles du taux d'accroissement de base et des des taux de croissance et de mortalité induits par l'autre population.

Le premier choix possible est celui de la forme donnée aux taux d'accroissement de base et additionnel. Différents types sont représentés sur les figures ci-dessous (tiré de [8, 15, 23]).

La figure de gauche donne les trois types de modèles de croissance de la population en dehors des effets de prédation. Le plus simple est le modèle exponentiel (A) : l'effectif croît indéfiniment avec un taux constant (ou décroît, selon le signe de ce taux). Les autres modèles introduisent une saturation : les ressources ou la place disponible n'étant pas illimitées, le taux de croissance diminue à mesure que l'effectif augmente. Il devient négatif au-dessus d'une valeur de l'effectif appelé capacité de charge : c'est la valeur vers laquelle tend l'effectif de la population. La différence entre les modèles de type B et C est minime. Dans les modèles de type B (e.g. modèle logistique ou modèle de Monod) le taux de croissance reste fini pour les petits effectifs, alors qu'il devient infini dans les modèles de type C (modèle monomoléculaire ou modèle de Gompertz).



La figure centrale représente le taux de prédation par prédateur, c'est-à-dire la proportion de proies consommées par un prédateur par unité de temps. Le modèle le plus simple (I) suppose qu'un prédateur consomme toujours la même proportion des proies disponibles. Il n'est limité que par sa recherche de nourriture et non par son appétit. Pour le second type de modèle (II), le prédateur est limité par son appétit : la proportion de proies consommées décroît avec l'abondance. Le modèle III tient compte en outre de la difficulté à trouver des proies lorsque celles-ci sont en petit nombre, ce qui se traduit par une augmentation du taux de prédation en début de courbe.

La figure de droite représente le taux de croissance additionnel d'un prédateur en fonction du nombre de proies consommées. Le modèle le plus simple est de considérer que les deux quantités sont directement proportionnelles (1). Cela suppose en particulier que les proies sont simplement un complément de nourriture. Le modèle 2 s'applique à un prédateur spécialisé : il ne consomme que ces proies-là. Aussi la population décroît lorsque la quantité de nourriture est insuffisante. Enfin, le modèle 3 prend en compte une saturation du taux de croissance de la population : au-dessus d'une certaine quantité de nourriture, il n'y a plus vraiment de différence.

Différentes combinaisons sont évidemment possibles, dont les plus courantes sont résumées par le tableau suivant :

Nom du modèle	r_{H0}	r_{P0}	r_{H-}	r_{P+}
Lotka Volterra [20, 26]	A	A	I	1
Volterra [27]	B	A	I	1
Leslie–Grower [16]	B	A	II	2
Holling–Tanner [11, 25]	B	A	II	3
Rosenzweig–McArthur [24]	B	A	II	1
Haldane [9]	B	A	III	1

La première consiste à utiliser les résultats de séries d'expériences et à évaluer par des régressions linéaires ou non les liens entre les différentes variables : ce sont les modèles empiriques (dits aussi statistiques, ou selon Pavé [21] « guidés par les données »). Le travail de modélisation, c'est-à-dire le choix de la fonction de régression, dépend directement des résultats des expériences. Les paramètres de cette loi ne correspondent pas en général à des grandeurs mesurables du système et restent abstraites. C'est le cas par exemple des relations allométriques entre diamètre et hauteur des arbres. Les méthodes de classement classiques (Analyse en Composantes Principales) ou nouvelles (réseaux de neurones) sont également des modèles empiriques.

Une autre approche (modèles théoriques ou mécanistes, guidés par les concepts [21]), consiste à déterminer à partir des connaissances sur le fonctionnement du système, et en retrait des résultats d'expérience, la forme des fonctions liant les variables entre elles.

Les deux approches d'un même système peuvent conduire à des modèles similaires. Pour déterminer par exemple le lien entre la pédale de droite sur une voiture et la vitesse de cette voiture, on peut soit constater que plus la pédale est enfoncée, plus la voiture va vite (modèle empirique) ou savoir que la pédale commande le débit d'essence dans le moteur et, par là, sa puissance et donc la vitesse des roues (modèle mécaniste).

1.2.3 Modèles déterministes et modèles stochastiques

Dans les modèles déterministes, les lois du modèle lient les variables entre elles de façon univoque. Les modèles stochastiques introduisent une part d'aléatoire dans les lois du modèle. Il ne faut pas voir dans le hasard des modèles stochastiques une remise en cause du principe de causalité (qui veut qu'une cause détermine son effet). Plutôt, il faut considérer que la part d'aléatoire provient du fait que les effets et une partie des causes n'ont pas la même échelle. La réaction du phénomène macroscopique que l'on considère est conditionné par les actions cumulées de phénomènes agissant à un niveau microscopique⁵ (ils agissent à une échelle plus fine que l'échelle à laquelle on considère les phénomènes). Tous les phénomènes microscopiques sont déterministes, mais du point de vue macroscopique, tout se passe comme si la réaction était une expérience aléatoire⁶. C'est ce que décrivait déjà Poincaré en 1908 [22] : « une cause très petite, qui nous échappe, détermine un effet considérable que nous ne pouvons pas ne pas voir, et alors nous disons que cet effet est dû au hasard ».

Le lancer de dé est l'archétype de l'expérience aléatoire. Le mouvement du dé, dans la main du lanceur et après que celui-ci l'ait lâché, est entièrement déterministe : il obéit aux lois de la mécanique et respecte le principe de causalité. Seulement, pour déterminer l'effet (sur quelle face le dé se stabilise), les causes microscopiques sont tellement nombreuses et complexes (rotation du dé, fric-

⁵ou en « sous-maille », pour décrire le fait qu'il sont trop petits par rapport au maillage du système, i.e. par rapport à l'échelle à laquelle on les regarde.

⁶Il faut bien noter que les échelles micro- et macroscopique sont considérées relativement à la taille du système. Une échelle métrique peut être microscopique si l'on s'intéresse à un écosystème ou macroscopique lorsqu'on s'intéresse à un arbre.

Enc. I.3 Différentes formulations du modèle mathématique proies-prédateurs.

La seconde variation concerne la façon de rendre compte de l'accroissement de la population. Pour simplifier, considérons une seule des deux populations : celle des proies. Son effectif au temps t est noté $H(t)$. Son taux de natalité est n_H et son taux de mortalité m_H , son taux d'accroissement $r_H = n_H - m_H$.

La première possibilité est de considérer que la naissance ou la mort d'un individu sont des événements dont l'occurrence est aléatoire et prenant place dans un temps continu. Pendant un court intervalle de temps dt , chaque individu a une probabilité $m_H dt$ de mourir et une probabilité $n_H dt$ de donner naissance à un autre individu. Pendant ce temps très court, on peut considérer qu'il y a au maximum un événement (naissance ou mort). La probabilité qu'aucune proie ne naisse est : $(1 - n_H dt)^H \approx 1 - n_H H dt$. L'événement complémentaire (accroissement de la population d'un individu) a donc une probabilité $1 - (1 - n_H H dt) = n_H H dt$. De même l'événement « décroissance de l'effectif d'une unité » à la probabilité $m_H H dt$.

$$\begin{aligned}\Pr\{H \rightarrow H + 1\} &= n_H H dt \\ \Pr\{H \rightarrow H - 1\} &= m_H H dt \\ \Pr\{H \rightarrow H\} &= 1 - (m_H + n_H) H dt\end{aligned}$$

Une autre façon de présenter les choses est de considérer la probabilité que l'effectif de la population de proies est égale à un nombre fixé au temps t : $p_H(t)$. L'équation d'évolution est :

$$\frac{dp_H}{dt} = -p_H [n_H + m_H] H + p_{H-1} n_H (H - 1) + p_{H+1} m_H (H + 1)$$

On peut écrire cette équation pour toutes les valeurs de H et décrire ainsi l'évolution au cours du temps de la probabilité pour la population d'avoir pour effectif n importe quelle valeur H .

Enfin, il est possible de décrire l'évolution des effectifs de façon déterministe, en considérant le comportement moyen des équations stochastiques. Pendant l'intervalle de temps dt , l'espérance du nombre d'individus morts pendant l'intervalle de temps est $m_H H dt$, et l'espérance du nombre de nouveaux individus est $n_H H dt$. Lorsque H est suffisamment grand, on peut considérer que les effectifs évoluent de façon déterministe avec la vitesse $(n_H - m_H) H dt = r_H H$.

$$\frac{dH}{dt} = r_H H$$

Il est alors possible de discrétiser cette équation en considérant un pas de temps Δt .

$$\begin{aligned}H_{t+\Delta t} &= H_t + r_H H_t \Delta t \\ &= H_t (1 + r_H \Delta t)\end{aligned}$$

tion de l'air, rebonds différents selon les aspérités de la table, etc.) que, du point de vue du lanceur, l'expérience est aléatoire et chaque face a, lors de chaque lancer, la même probabilité d'apparaître. Il en est de même pour la génération de nombres aléatoires par un programme informatique : l'ordinateur délivre une suite déterminée qui apparaît, parce que son mode de calcul est complexe, comme une suite de nombres sans relation.

Les modèles stochastiques prennent acte du fait qu'ils ne peuvent pas décrire en détail tous les phénomènes (en particulier les phénomènes microscopiques) et incorporent ces phénomènes sous la forme d'un bruit aléatoire autour d'une valeur moyenne. Les modèles déterministes, eux, ne considèrent que ces valeurs moyennes.

1.2.4 Niveau de description. Des individus à la population.

De façon générale, les modèles s'intéressent à l'expression de quelques caractères parmi les éléments du système : la position ou la hauteur des arbres dans le cas d'une parcelle de forêt, le caractère proie ou prédateur des individus dans le cas d'un système proie-prédateur, etc. L'état d'un élément du système est alors la combinaison des expressions des caractères considérés. Chaque caractère peut prendre une expression parmi un ensemble de valeurs discret (le sexe par exemple) ou continu (la taille). Lorsque l'ensemble est continu, les expressions possibles sont généralement regroupées en classes (classes de diamètre pour les arbres, classes d'âge, etc.).

Traditionnellement, les modèles en écologie étaient agrégés. Les variables considérées étaient les effectifs de chaque classe d'état : la densité des arbres, les effectifs des personnes saines ou malades, etc. Depuis quelques années une autre approche s'est développée : les modèles individu-centrés. Les variables sont alors les caractères de chaque élément du système (ou individu ou encore agent) et les variables agrégées (les effectifs des classes) sont obtenues par dénombrement.

L'opposition entre modèles agrégés et modèles individu-centrés est à rapprocher de la différence entre points de vue eulérien et lagrangien en mécanique des milieux continus. Dans le dernier cas, comme dans les modèles individu-centrés, on suit propriétés de chaque élément du système (sa position, sa vitesse, sa charge, etc.). Le point de vue eulérien considère à l'inverse les propriétés du milieu en un point fixe. Comme pour les modèles agrégés ou individu-centrés, ces points de vues sont a priori équivalents. Seulement, certains problèmes sont plus faciles à aborder avec l'un ou l'autre formalisme.

1.2.5 Dimension du modèle. Modèles statiques, temporels ou spatio-temporels.

Les modèles les plus simples sont ceux qui ne prennent pas le temps en compte et décrivent simplement l'état d'équilibre du système. Cela peut être l'effectif d'une population à l'équilibre avec son environnement, ou par exemple, la répartition des écosystèmes potentiels sur la surface du globe.

Un modèle peut à l'inverse décrire l'évolution au cours du temps des variables d'état du système, considéré globalement. Dans les modèles temporels

Enc. I.4 Différentes façons d'intégrer l'espace dans les modèles proies-prédateurs.

Comment considérer l'influence de l'hétérogénéité spatiale dans un modèle proies-prédateurs? Le premier moyen est de rajouter cette hétérogénéité dans un modèle initialement non spatialisé, par exemple dans le modèle agrégé en temps continu :

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= r_{H0}(H)H - r_{H-}(H,P)H \\ \frac{dP}{dt} &= r_{P0}(P)P + r_{P+}(H,P)P\end{aligned}$$

Métapopulations. Un premier moyen d'introduire l'espace dans le modèle est de considérer plusieurs sous-populations qui évoluent selon les équations ci-dessus avec des taux de migration entre les différentes sous-populations. Cette approche correspond au modèle de métapopulations de Levins [18] ou au modèle dit *stepping stone*, plus ancien [14]. Pour chaque entité spatiale, les effectifs des proies et des prédateurs suivent les lois suivantes :

$$\begin{aligned}\frac{dH_i}{dt} &= H_i(r_{H0}(H_i) - r_{H-}(H_i, P_i)) - H_i(u_{1i} + \dots + u_{ni}) + (u_{i1}H_1 + \dots + u_{in}H_n) \\ \frac{dP_i}{dt} &= \underbrace{P_i(r_{P0}(P_i) + r_{P+}(H_i, P_i))}_{\text{compétition locale}} - \underbrace{P_i(v_{1i} + \dots + v_{ni})}_{\text{émigration}} + \underbrace{(v_{i1}P_1 + \dots + v_{in}P_n)}_{\text{immigration}}\end{aligned}$$

où u_{jk} (resp. v_{jk}) représente le taux de migration des proies (resp. prédateurs) de l'entité j vers l'entité k .

Diffusion. Une autre manière de voir est de considérer l'espace comme continu. En chaque endroit, les populations évoluent suivant le modèle de compétition mais peuvent également se déplacer. Le déplacement dans un espace continu peut être représenté par un processus de diffusion dont la constante D représente la rapidité de ce déplacement.

$$\begin{aligned}\frac{\partial H}{\partial t} &= H(r_{H0}(H) - r_{H-}(H,P)) + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_H \frac{\partial H}{\partial x} \right) \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= P(r_{P0}(P) + r_{P+}(H,P)) + \frac{\partial}{\partial x} \left(D_P \frac{\partial P}{\partial x} \right)\end{aligned}$$

Modèles individu-centrés : un exemple. — En ne s'astreignant pas à une formulation mathématique sous forme d'équations, on peut imaginer des systèmes proies-prédateurs plus complexes. Un exemple est le modèle de proies et prédateurs avec poursuite et évasion de Boccara et coll. [2]. Les proies et les prédateurs sont placés dans un espace, de telle façon qu'ils ne puissent être au même endroit au même moment. Les processus démographiques de base sont assez simples : une proie donne naissance à une autre proie avec une probabilité n_H et cette nouvelle proie se place dans le voisinage de son parent ; un prédateur a une probabilité m_P de mourir. On considère donc deux modèles exponentiels d'évolution de chaque population. Les proies et les prédateurs sont susceptibles de se déplacer à la même vitesse : les prédateurs se dirigent vers la région de plus forte densité de proies tandis que les proies fuient la région de plus forte densité de prédateurs (et se dirigent donc en sens inverse). Lorsque un prédateur tombe sur une proie, il la capture avec une probabilité m_H . En cas de capture, il donne naissance à un nouveau prédateur à l'endroit où il a capturé sa proie avec une probabilité n_P . Selon les valeurs des paramètres, les proies et les prédateurs présentent des organisations spatiales différentes, qu'il n'est pas possible de décrire avec les modèles précédents.

basiques, l'espace n'est pas pris en compte explicitement, seules les valeurs globales des variables sont suivies. Concernant la dynamique de populations, cela suppose l'introduction de l'hypothèse déterminante du mélange homogène (*homogeneous mixing*). Les interactions entre individus sont supposés être les mêmes quels que soient ces individus. Cela traduit le fait qu'il ne sert à rien de considérer la répartition dans l'espace des individus. Lorsque cette hypothèse est violée, il est nécessaire pour rendre compte de la dynamique du système d'en considérer un modèle spatio-temporel. Deux grandes voies sont alors possibles : spatialiser un modèle non spatialisé ou en bâtir un de toutes pièces, où l'espace est considéré depuis le départ.

La première voie consiste à se dire : imaginons ce qui se passerait si l'espace ne tenait aucun rôle. On peut considérer que dans des entités spatiales élémentaires, l'hypothèse de mélange homogène est valide, donc le modèle non spatialisé s'applique. Il suffit d'y rajouter un modèle de transfert de population entre les entités de base pour avoir un modèle spatialisé (modèle compartimental, *box model*). Lorsque les individus sont susceptibles de se mouvoir dans un espace continu, cela donne les processus de diffusion. Lorsque l'espace est conçu comme séparé en entités discrètes (des colonies), cela donne les modèles de métapopulations (lato sensu) ou *stepping-stone models*.

Pour les modèles procédant de la seconde voie, le modèle est conçu en tenant compte de l'espace. C'est le cas en particulier des modèles individu-centrés dans lesquels les individus se meuvent dans l'espace et interagissent lorsqu'ils se rencontrent.

Quelle que soit la façon dont ils ont été bâtis (et deux modèles procédant de philosophies différentes peuvent finalement se ressembler fortement dans leur écriture), il faut à un moment décider si l'on prend en compte les dimensions temporelle ou spatiales et, le cas échéant, si on les considère de façon continue ou discrète (on dira un mot de la discrétisation pour la résolution numérique dans le paragraphe suivant). Les noms des différentes combinaisons pour les modèles dynamiques sont résumés dans le tableau 1.3.

Modèle	Temps	Espace	Variables
Equations différentielles	C	\emptyset	C
Equations aux différences	D	\emptyset	C
Marches aléatoires en temps continu	C	\emptyset ou C	D
Marches aléatoires	D	\emptyset ou C	D
Equations aux dérivées partielles	C	C	C
Réseau d'équations différentielles	C	D	C
Equations aux différences finies	D	C	C
Réseaux d'itération couplées (<i>Coupled Map Lattices - CML</i>)	D	D	C
Systèmes quantifiés	C	C	D
Automates cellulaires généralisés	D	D	D

TAB. 1.3 – Les différentes catégories de modèles dynamiques, d'après Chave [4]. \emptyset : l'espace n'est pas pris en compte. D : discret. C : continu.

1.2.6 Méthodes de résolution. Modèles analytiques et numériques

Il existe des modèles pour lesquels on peut trouver une solution analytique, c'est à dire expliciter sous forme d'équations la dépendance des variables d'état entre elles ou l'évolution de celles-ci dans l'espace et le temps. Ces modèles sont rares et il faut souvent faire subir des contorsions et des simplifications au modèle initial pour en tirer un modèle soluble. Grâce à l'ordinateur, il est maintenant possible de donner une solution numérique lorsque la solution analytique fait défaut.

Commençons d'abord par considérer les modèles déterministes. L'ordinateur ne peut traiter que des données discrètes. Donc, quelle que soit la nature continue ou discrète de l'espace ou du temps dans la formulation du modèle, ils doivent être discrétisés. Lorsque le pas de discrétisation (l'intervalle entre deux éléments consécutifs qui peut être traité par l'ordinateur) est suffisamment petit, cela ne change rien fondamentalement. Par contre, lorsque le pas de discrétisation n'est plus négligeable, la résolution numérique introduit des difficultés de résolution et/ou des difficultés d'interprétation. Si l'on a une précision au millimètre sur la répartition des écosystèmes, on peut considérer que les informations spatiales sont continues. Si la précision est de 50 kilomètres, c'est déjà plus délicat.

Pour les modèles stochastiques, intervient un problème supplémentaire. Une simulation numérique donne seulement une valeur de la variable d'état du système. Pour les modèles déterministes, c'est ce que l'on cherche : il n'y a qu'une valeur possible. Par contre, pour les modèles stochastiques, ce sont les fonctions de répartition de ces variables (aléatoires) d'état – et même jusqu'à l'évolution spatio-temporelle de ces fonctions de répartition – que l'on veut évaluer. La méthode utilisée, dite Monte Carlo, consiste alors à répéter un grand nombre de fois la même expérience numérique, c'est-à-dire à partir des mêmes conditions initiales et à laisser évoluer le système suivant ses lois aléatoires. La répartition des différentes valeurs prises par les variables d'état lors de ces différentes simulations représente la fonction de distribution des variables d'état du système. En faisant un nombre suffisant de répliques de la même expérience aléatoire, il est possible d'utiliser la statistique des résultats de ces expériences pour représenter les lois de probabilité du système : cela résulte du principe d'ergodicité.

1.2.7 Comment choisir un modèle ?

Le choix entre un modèle empirique stochastique non spatialisé ou un modèle mécaniste déterministe spatialisé ne doit être guidé que par le problème lui-même. Comme le dit déjà le paragraphe 1.1.3, il n'y a pas de bon modèle par essence, il n'y a que des modèles appropriés à un problème particulier. Ainsi, le travail de modélisation ne se résume pas au codage d'un programme informatique ou la résolution d'une équation différentielle. La modélisation est avant tout la synthèse de données et la détermination du modèle qui en résulte.

1.3 L'approche dans la thèse

Qu'est-ce que j'ai fait ? En lisant la table des matières, on se demande ce qu'il peut bien y avoir de commun entre l'interface forêt-savane et une épidémie d'une maladie humaine. Honnêtement, pas grand chose ⁷. Le rapport entre ces deux sujets tient plus aux méthodes employées pour les traiter, des méthodes initialement développées pour la physique mais qui peuvent éclairer des problèmes des sciences de la vie.

Les deux modèles de propagation du feu (chapitre 3) et de propagation de l'épidémie (chapitre 8) sont tout à fait similaires. Chaque site ou individu est actif (c'est-à-dire en feu ou malade) pendant un certain temps aléatoire. Pendant ce temps, il a la possibilité de rendre actif un de ses voisins. La différence réside dans la définition du voisinage des sites ou des individus. Pour le feu, l'espace est un réseau régulier à deux dimensions et chaque site a quatre voisins. Dans l'autre, l'espace est un graphe aléatoire où chaque individu peut entrer en contact avec n'importe quel autre avec une probabilité donnée. C'est une différence de taille mais il n'en reste pas moins que c'est le même outil, inspiré des modèles de percolation.

Ensuite, chacun des deux modèles est ajusté, en fonction de sa fonction. Il ne s'agit simplement pas de dire que ces deux problèmes sont finalement similaires. Et bien que l'approche initiale soit identique, les développements sont différents. Concernant la dengue, j'ai ajouté des règles au modèle de base pour que le réseau de contacts dans lequel se propage la maladie corresponde au mieux au réseau réel. Pour le feu, j'ai simplifié le modèle pour l'intégrer dans le modèle FORSAT de la dynamique de l'interface entre les forêts tropicales humides (les forêts équatoriales) et les savanes qui les bordent.

L'objet de ce modèle FORSAT est de déterminer quelles sont les dynamiques théoriquement possibles et comment les différents facteurs (le climat, la nature du sol, les activités humaines, la nature des espèces impliquées) déterminent cette dynamique. Pour ce faire, il faut un modèle simple des processus clefs qui interviennent dans ces régions : le cycle de succession (installation de la forêt en savane) avec, en particulier, la dissémination des plantules de forêt (chapitre 4) et la propagation des feux courants de savane.

J'ai ensuite interprété le comportement émergent du modèle FORSAT dans le cadre de la théorie des transitions de phases (chapitre 5) en considérant que savane et forêt sont deux phases d'un même système (exactement comme l'eau et la vapeur d'eau sont deux états d'un même système). L'étude de cette transition de phase a fourni un cadre pour l'interprétation des dynamiques actuelles et passées des limites forêt-savane et un point de vue original sur une étude de terrain dans la mosaïque forêt-savane du littoral congolais (chapitre 6).

Comment l'ai-je fait ? Renshaw a dressé en introduction de son livre [23] sur les modèles utilisés en biologie un constat désabusé. Selon lui, « pour les

⁷Pas tout à fait rien, tout de même : beaucoup de maladies tropicales ont un cycle forestier et c'est à l'interface que les virus peuvent sortir de la forêt et mener à de nouvelles épidémies.

théoriciens, un modèle se résume souvent à la manipulation d'équations mathématiques, ajoutant d'occasionnelles références biologiques simplement pour gagner une respectabilité pratique alors que les biologistes développent des modèles déterministes vaguement plausibles qui reflètent un espoir mathématique plus que la réalité biologique »⁸. Dans les deux cas, le modèle manque ses buts : il n'apporte pas de connaissance et il ne permet pas de faire le lien entre théorie et pratique.

Au cours de cette thèse, j'ai vu la modélisation comme un moyen de tenir les deux bouts de la chaîne, un lien entre théorie et pratique. Cette position est inconfortable pour un scientifique, parce qu'elle éloigne de la vérité. En effet, en mesurant le réel (faire une expérience ou aller sur le terrain et décrire ce qui se passe) ou en mesurant l'abstrait (construire un objet théorique et l'étudier), on est au contact direct du vrai. Par contre, construire un modèle d'un système réel pour pouvoir en dire quelque chose de pratique implique des compromis, des approximations, et des questions incessantes sur l'intérêt de la démarche pour le problème posé.

C'est une position néanmoins intéressante parce que le modèle n'a pas besoin d'alibi et n'en est pas un lui-même. L'aspect théorique se nourrit des questions pratiques (c'est pour répondre à une question pratique sur la propagation des feux de savane que je me suis intéressé à la théorie de la percolation, cf. chapitre 3) et apporte des connaissances nouvelles (mesure de la vitesse de progression du front de forêt, paragraphe 6.2) ou permet de suggérer des campagnes de terrain (cas du Congo).

Finalement, mon travail de thèse m'a conduit à réfléchir sur le rôle du modélisateur dans le contexte des sciences de la vie. Il agit au carrefour de différentes disciplines en n'étant pas nécessairement spécialiste de l'une d'entre elles (et parfois ce n'est même pas souhaitable) mais il apporte des connaissances théoriques et techniques, une capacité de synthèse et de (re)formulation et de résolution de problèmes. Il n'est pas simplement un numéricien, qui a une capacité technique de transformation d'un modèle en code informatique ; il agit en amont et bâtit le modèle, à partir d'un dialogue avec les spécialistes, éventuellement l'implémente informatiquement, et l'exploite ensuite. Ce sont les phases d'élaboration et d'exploitation qui sont cruciales et porteuses de sens. C'est sur ces phases que j'ai essayé d'insister au long de ces trois années de travail et dans ce mémoire.

⁸« Theoreticians often model purely in terms of manipulating mathematical equations, throwing in the occasional biological reference merely to gain practical respectability ; whilst biologists may develop vaguely plausible deterministic models which reflect mathematical hope rather than biological reality. »

Deuxième partie
Modèle de la transgression
forêt-savane

Comment décrire par un modèle simple l'extraordinaire complexité des processus qui se jouent là où la savane rencontre la forêt ? Tout s'en mêle. La géographie d'abord : l'altitude, le climat, la nature du sol. Les plantes, bien sûr : les herbes, les arbustes, les arbres, les lianes de combien d'espèces différentes. Les animaux, aussi : les mammifères ou les oiseaux mangent les fruits de la forêt et en transportent les graines, d'autres plus petits (vers, insectes) transforment le sol. Les hommes enfin : leur relation à la nature, produit de leur culture, détermine leur impact sur elle.

Heureusement, deux processus centraux sont communs à toutes les régions de transgression (chapitre 2) : la succession forestière (le processus d'installation d'espèces forestières en savane, avec le caractère déterminant des arbres pionniers) et les feux courants de savanes. Toutes les particularités des sites jouent sur les paramètres de ces processus et non sur leur structure même.

Comment modéliser un feu de savane ? Plus généralement, comment modéliser la propagation d'un incendie ? Beaucoup de modèles existent déjà (chapitre 3). Les deux processus déterminant la propagation d'un incendie (les capacités du combustible à s'enflammer et à brûler) définissent un modèle stochastique simple.

Pour la succession forestière, le point crucial est la dissémination des graines : c'est l'étape du processus qui permet à la forêt d'avancer. La modélisation de la dispersion des plantes (chapitre 4) fait intervenir une courbe de dispersion : la probabilité qu'une graine tombe (ou qu'une plantule pousse) à une distance donnée de l'arbre parent. Deux échelles de dispersion apparaissent : la dispersion proche (la plupart des plantules poussent au voisinage d'arbres établis) et la dispersion lointaine (événements rares mais déterminants).

Le modèle FORSAT réunit ces deux modules (succession et feu) et prend en compte quatre classes fonctionnelles de végétation (chapitre 5) : les herbes, les plantules de pionniers, les pionniers adultes et les espèces typiquement forestières. L'étude du comportement émergent du modèle montre une transition de phases entre savane et forêt avec comme paramètres de contrôles les facteurs environnementaux (facilité d'installation de la forêt) ou le facteur anthropique (fréquence des feux de savane).

L'étude de cette transition fournit un cadre pour interpréter les dynamiques passées et actuelles de l'interface (chapitre 6).

Chapitre 2

Problématique. Etat des connaissances

Il y a dans la répartition des savanes herbeuses et des forêts denses humides en Afrique et en Amérique tropicales des faits écologiquement aberrants, c'est-à-dire que certaines régions de savanes herbeuses règnent dans des conditions écologiques qui sont favorables à l'existence de forêts denses humides ou au moins de forêts sèches ou de savanes boisées. Si le déterminisme écologique est un mode de raisonnement scientifique valable, il y a là un ensemble de faits qui méritent d'être exposés et doivent être expliqués.

— Auguste Aubréville (Savanisation tropicale et glaciations quaternaires).

Ce chapitre, après une introduction sur les objectifs de ce travail de modélisation, propose une synthèse des connaissances actuelles sur la dynamique du contact entre forêts et savanes tropicales humides – aussi bien sur son histoire que sur les mécanismes principaux qui la régissent.

2.1 Un modèle, pour quoi faire ?

2.2 Problématique

2.2.1 Les questions en suspens

Avenard en 1969 [36] avait dressé le bilan des recherches concernant les contacts entre la forêt tropicale humide et la savane. En 34 ans, deux grandes questions ont été résolues. Les études paléoenvironnementales ont permis de reconstituer l'histoire de la végétation et de déterminer que les savanes humides sont principalement d'origine paléoclimatique. D'autre part, on connaît mieux l'impact des activités traditionnelles de l'homme sur l'environnement, notamment des feux de brousse, où l'on distingue les brûlis pour l'agriculture itinérante, qui n'entraînent pas la savanisation de la forêt, des feux courants de savanes. Et parmi ces feux de savanes, on fait bien la distinction entre leurs

effets dans les savanes humides et sèches. Dans les savanes humides, les feux de savane n'entraînent pas de conversion de la forêt en savane. Les autres sujets ont fait l'objet d'approfondissements et d'améliorations : l'étude des sols, le rôle de la macrofaune, la fonction des différentes espèces dans la succession forestière, etc. Néanmoins, bien des questions qu'Avenard posait semblent avoir été laissées en suspens. Il en est ainsi de l'origine des îlots forestiers qui parsèment la savane ou de certaines savanes incluses anthropisées. Surtout, l'entreprise de hiérarchisation des facteurs expliquant l'état actuel et la dynamique de la mosaïque est loin d'être achevée. Quel rôle exact jouent les facteurs intervenant dans la dynamique : sol, climat, hommes, espèces présentes ?

Pourquoi un modèle ? La mise au point d'un modèle de la dynamique du contact forêt-savane répond à un triple objectif, recouvrant ses fonctions descriptives, explicatives et prédictives (cf. paragraphe 1.1.2).

Dans un premier temps, il permet de trouver les mécanismes principaux de la dynamique du contact forêt-savane. Les modes de progression sont similaires dans les différentes zones de transgression [70] : il existe donc des processus clefs communs à ces différentes zones qui doivent expliquer l'essentiel de la dynamique, les particularités locales ne jouant qu'à la marge. Il s'agit donc de trouver le modèle minimal qui peut reproduire l'éventail des dynamiques observées en incorporant le minimum de processus, et ce le plus simplement possible. Ces processus clefs se déduisent de la synthèse des connaissances sur le problème acquises par l'expérience personnelle, les discussions avec des spécialistes et l'étude de la littérature. Ils sont ensuite validés par l'aptitude du modèle à reproduire les dynamiques possibles.

Un modèle est également un outil d'explorations. Avenard [36] souhaitait étudier les phénomènes de façon expérimentale. Seulement, il n'y a pas eu de généralisation des expériences, du fait sans doute des difficultés à les mettre en place et à les maintenir pendant un nombre d'années suffisant. Un modèle de la dynamique de la mosaïque permet de mener des « expériences numériques » : il est possible de faire varier les paramètres du modèles, de simuler l'évolution de plusieurs dizaines d'années en quelques minutes. Ainsi, on peut décrire précisément comment jouent les différents paramètres sur la dynamique de la zone de transgression. En particulier, il est possible d'expliquer les différences dans la dynamique qui apparaissent dans la même région au cours du temps (différences diachroniques) ou entre des régions différentes (différences synchroniques).

Enfin, un tel modèle peut être un outil de généralisation des connaissances. L'accès aux sites étant souvent malcommodes dans les régions tropicales, les mesures sont effectuées dans des endroits assez proches des rares axes de communication. Un modèle simple et pratique de la dynamique d'une zone de contact forêt savane peut être un bon outil pour généraliser à une écorégion les connaissances acquises en un endroit particulier. Ce dernier aspect du modèle nécessite néanmoins un travail important de paramétrage et le travail présenté se concentre sur les deux premiers aspects du modèle.